

КОММЕНТАРИЙ К СТАТЬЕ А.А. СИНЮШИНА «СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ В ЭПОХУ ФАКТОРИАЛЬНОЙ КОНЦЕПЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ»

Поводом для написания настоящего комментария послужила присланная в редакцию журнала «Зернобобовые и крупяные культуры» статья А.А. Синюшина (МГУ им. М.В. Ломоносова) «Селекция растений в эпоху факториальной концепции наследственности». В рецензии по некоторым положениям статьи А.А. Синюшина были сделаны замечания, с которыми автор не согласился. По заключению редколлегии и взаимной договорённости автора статьи и рецензента приглашаем читателей журнала «Зернобобовые и крупяные культуры» к дискуссии по данному вопросу.

В преддверии двух юбилейных дат в истории генетики А.А. Синюшин в своей статье попытался показать «основные перспективы, открывающиеся перед селекцией в свете современного состояния факториальной гипотезы [концепции] наследственности». По гороху, в частности, большие надежды возлагаются на интенсивно ведущиеся исследования по расшифровке генома сорта Камеор. Генетика – достаточно сильное, высокоточное оружие для селекции (говорю это без иронии). Использовать его нужно после предварительной разведки и выявления наиболее острых проблем. Применительно к затронутой теме должны быть проанализированы достижения селекции и выявлены накопившиеся проблемы. Вместо этого в статье А.А. Синюшина, пожалуй, центральное место занимает комментарий моей статьи «Основные положения концепции ароморфозного направления в селекции гороха» («Зернобобовые и крупяные культуры», № 2, 2015. – С. 12-20) и анализ возможности использования в этом направлении форм гороха с нетрадиционным строением листа и соцветия.

Какие, с нашей точки зрения, главные проблемы в селекции гороха существуют в настоящее время? **Первая** – «селекция гороха на урожайность семян путём увеличения уборочного индекса и использования семенами элементов питания свои возможности почти исчерпала. В этой связи, дальнейший прогресс представляется наиболее успешным путём увеличения общей биологической продуктивности растений» [1]. **Второе** – в процессе длительной селекции снижается содержание белка в семенах. Если в образцах мировой коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова в 1937 г. минимальное содержание белка в семенах составляло 22 %, в 1979 – 18,6 %, в 2014 – 17,0 %.

Причина состоит в том, что на формирование 1 г белка затрачивается в два раза больше первичных продуктов ассимиляции, чем на 1 г крахмала. Прогресс в селекции на урожайность семян шёл за счёт уменьшения в них накопления белка. Если взять крайние показатели, то содержание белка в «крахмалистых» культурах – овсе, ячмене – почти такое же, как и в «высокобелковом» горохе. **Третье** – снизилась устойчивость гороха к биогенным и абиогенным стрессорам. От первых спасает химия, но это дополнительные затраты и ухудшение экологии. Гены устойчивости к болезням и вредителям, адаптивности к условиям возделывания для своего функционирования также нуждаются в повышении биоэнергетического потенциала [2], который, как показали исследования на многих культурах, в том числе и на горохе, почти не изменяется в процессе длительной селекции. Его стабильность определяется тем, что «идиотип высших растений, в том числе и культивируемых, – это высокоинтегрированная система, в которой основные адаптивные, включая и хозяйственно ценные, признаки контролируются коадаптивными блоками генов, весьма устойчивым к мейотической рекомбинации» [3]. Для новых морфотипов остро стоит проблема неполегаемости.

Н.И. Вавилов обращал внимание на то, что организм «не мозаика признаков, в которой можно заменять одни звенья на другие» [4]. «Геном – не мешок с бобами – генами» – неоднократно повторял А.А. Жученко. «Генетическая трансформация гороха весьма

затруднена», – констатирует О.Э. Костерин [5]. Наши исследования с горохом подтверждают такие выводы. Но это не только не опровергает положения факториальной гипотезы (концепции) наследственности, а, наоборот развивает её.

Ключевым моментом продукционного процесса является фотосинтез. Приоритетную роль в фотосинтезе играет лист. В.Л. Комаров (1961) отмечал, что среди высших растений листья семейства Бобовых являются наиболее развитыми: «Такие сложные листья, как листья гороха, акации и массы других бобовых со свободным движением отдельных частей, с организованным отводом продуктов ассимиляции из тканей (мякоти) в ситовидные трубки и пр., являются наиболее совершенным выражением эволюции листа. От листа плауновых до листа гороха пройдет сложный и долгий путь, приведший к выработке пластичного, сообразно условиям среды аппарата фотосинтеза». В процессе усовершенствования этого совершенного органа были получены форма с ярусной гетерофиллией (хамелеон), рассечённолисточковая, дважды непарноперистая с усиками формы. Вместе с многократно непарноперистой и дважды непарноперистой без усиков формами они показали высокую интенсивность фотосинтеза [6], преимущество по ряду других параметров фотосинтеза [7, 8, 9]. Но между интенсивностью фотосинтеза и семенной продуктивностью корреляция крайне слабая. Необходимо оптимизировать весь продукционный процесс.

В этой связи вызывает удивление сделанный А.А. Синюшиным на основании *предварительных* данных изучения характеристик фотосинтеза рассечённолисточкового мутанта *очевидный* вывод об «ограниченности применения рассечённолисточкового морфотипа в селекции». Литературные данные по этому вопросу были в упор проигнорированы даже после замечания рецензента.

Тем не менее, упомянутые А.А. Синюшиным сведения по фотосинтезу и водному режиму Рас-типа заслуживают внимания, поскольку, как это ни парадоксально, они могут свидетельствовать о высокой интенсивности фотосинтеза, но недостаточной аттрагирующей активности семян. Вследствие этого транспортная система растения (проводящие сосуды) забивается продуктами ассимиляции, фотосинтез прекращается и, естественно, формируется меньшая масса. Уборочный индекс ($K_{хоз}$), коррелирующий с аттрагирующей активностью семян, у линий рассечённолисточкового морфотипа ниже, чем у Батрака.

Замечательно, что благодаря большому количеству устьиц Рас-тип обладает повышенной транспирацией. «Интенсивность транспирации положительно коррелирует со скоростью роста растений и накоплением биомассы. Активная транспирация также обеспечивает защиту растений от перегрева путём поддержания относительной стабильности температуры листа и может служить одним из показателей жаростойкости сорта» [10]. Важно, чтобы в почве была влага. Но корни гороха проникают на глубину до 1,5 м. Во ВНИИЗБК разработан способ оценки и отбора высокопродуктивных растений гороха по ростовым показателям на ранних этапах онтогенеза. На основе этого способа созданы и районированы листочковый сорт Темп и усатый Софья, отличающиеся высокой интенсивностью начального роста корня. Среди линий рассечённолисточкового морфотипа за 12 лет исследований не отмечено ни одной, которая реагировала на засуху в большей степени, чем стандартные сорта. Корневая система у рассечённолисточковых линий развита лучше, чем у сорта Батрак.

Об адаптивности диких форм, отселектированных временем культурных сортов гороха и новых мутаций. Несомненно, дикие формы обладают наиболее совершенными адаптационными свойствами, но их ареал – Ближний Восток, Закавказье, Афганистан. А культурные сорта возделываются на всех континентах, кроме Антарктиды, но, если так можно выразиться, в «симбиозе» с человеком. Априори новые мутации предназначаются для благоприятных условий выращивания. Смотри на рисунке 2 «Основных положений» зависимость прибавки урожая семян сорта Спартак от уровня плодородия почвы.

Удивительно было читать у доцента кафедры генетики МГУ им. Ломоносова критику предложенного кафедрой генетики МГУ им. Ломоносова способа получения у гороха комплекса компенсаторных генов (ККГ). Тем не менее, нельзя судить о возможности

формирования ККГ за счёт спонтанного мутирования, исходя из пресловутого принципа «средней температуры по больнице». Несколько фактов.

1. Ф. Бриггс и П. Ноулз (1972) сообщают данные Стадлера о частоте спонтанных генных мутаций у кукурузы, которая колеблется от 0 до 492 на миллион гамет.

2. К.К. Сидорова [11] приводит одно из положений И.И. Шмальгаузена: «Накопление мутаций, разрушающих регуляторный аппарат организма, само способствует дальнейшему возникновению новых мутаций. Мутирование, не ограниченное отбором, автоматически ведет к повышению самой мутабельности». И результатами своих исследований она подтверждает: «У большинства мутантных линий повышен темп естественного формообразовательного процесса. Это проявляется как на уровне перестроек хромосом [11, С. 145], так и на уровне видимых мутаций».

По нашим данным у обогащённого («отягощённого») рецессивными аллеями сорта Батрак частота хромосомных перестроек в 8 раз выше, чем у Торсадага.

3. Отмеченное А.А. Синюшиным снижение фертильности пыльцы в результате увеличения числа рецессивных мутаций в генотипе является следствием возрастания числа перестроек хромосом в мейозе. Эта зависимость мною отмечена ещё в 1972 г. [12]. А выполненность боба снижается в результате проявления закона компенсации Стеббинса: размер увеличивается – количество уменьшается. Взгляните внимательнее на параметры сортов Орловчанин и Мультик в «Основных положениях». Между крупностью семян и семенной продуктивностью в определенном интервале существует прямая положительная связь. Селекционеры использовали эту закономерность при выведении новых сортов, но число семян в бобе уменьшилось. На обширном материале это изучено А.В. Амелиным [13].

4. Высокая частота спонтанного мутирования отмечена у сорта гороха Мультик и серии выделенных из него мутантов (Зеленов А.Н. и др. «Непрерывная трансформация генома у гороха» // Доклады Россельхозакадемии, 2011. – № 5. С. 12-15). Обратная мутация $tl \rightarrow Tl$ у мутанта Агритек возникает при каждом репродуцировании. Мутация $Uni^{tac} \rightarrow uni^{tac}$ в мутанте Агритек была выявлена в теплице при выращивании всего 40 растений в 8 сосудах. Масштабы, отнюдь, не астрономические.

Известны высокомутирующие гены короткостебельности у ржи, сорго. У многих организмов существуют гены-мутаторы, увеличивающие частоту спонтанных мутаций. По метастабильным генетическим системам проведено несколько международных симпозиумов.

5. В обсуждаемой статье данные таблицы по частоте аллей ДНК-маркёров в образцах сорта Filby можно объяснить иначе. У этого сорта в 1993 г. по изученным локусам никакого разнообразия не было. Он был примерно таким же чистым, как в 2010 г. образцы МГУ-2010 и Центра Джона Иннеса. Но в процессе хранения под влиянием распада нуклеиновых кислот, белков и других веществ в стареющих в масштабах пакета или мешочка семенах накапливались автомутагены, которые привели к возникновению мутаций. Никакой эрозии не было. Если сохранились старые семена, сделайте вытяжку из них и из свежих семян и обработайте ими свежие семена любого сорта. Почувствуйте разницу.

Мутабельность старых семян впервые обнаружил М.С. Навашин (1933) на креписе и ржи, Ф.Н. Рето (1933) на ячмене и подтверждены на многих других культурах, включая горох. См.: Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: 1966 – С. 122-123. Зеленов А.Н. Изучение естественного и экспериментального мутагенеза у незрелых семян гороха. Дисс..... канд. биол. наук М, 1969. – С. 9-11.

Иногда частота спонтанного мутирования резко возрастает в результате некоторых, чаще всего контрастных скрещиваний.

6. Возникновение гетерофилльной формы хамелеон в F_2 tendrilled acacia x Filby сопровождалось появлением хлорофилльных мутаций, стерильных растений, большим морфологическим разнообразием генотипов $af\ af\ uni^{tac}\ uni^{tac}$, в том числе без ярусной гетерофиллии.

7. При каждом скрещивании двух неаллельных усиковых акаций *uni^{iac}* и *tac^A* в F₂ появляются гомо- и гетерозиготные растения с усатыми листьями. Каков механизм их появления, если аллель *af* у родительских форм отсутствует? Но это факт!

8. С большим трудом и не во всякой комбинации удастся получить люпиноиды с рассечённолисточковыми или гетерофилльными листьями. При пересеве такие гомозиготы по 4 мутациям обычно «расщепляются» (!?) по этим аллелям. Математическая точность факториальной гипотезы (концепции) не соблюдается. При каждой комбинации в F₂ – F₅ высевали до 5 тысяч семян.

Таким образом, изложенные факты (а далеко и долго ходить не пришлось) свидетельствуют о возможности формирования ККГ в короткие сроки и на ограниченном пространстве. Исследования А.А. Струнникова на шелкопряде и кафедры генетики МГУ на горохе подтверждают это. Наконец, для ускорения формообразовательного процесса никто не запрещает использовать индуцированный мутагенез и/или «перевербовать» (хорошее выражение!) «свободные гены».

Панмиксию внутри вида у самоопылителей в глобальных масштабах в селекционных учреждениях при создании сортов селекционеры осуществляют без каких-либо затруднений. В родословных сортов и линий гороха ВНИИЗБК участвуют генисточки из регионов России от Орла до Омска, государств Европы от Белоруссии и Украины до Голландии и Великобритании с востока на запад и от Финляндии и Швеции до Италии и Франции с севера на юг, из Индии, Японии, Чили. Какой перекрёстник, населяющий в диком виде нашу планету переопыляется так широко! Вред эрозии генов нам известен, и мы его избегаем.

Для формирования новой, генетически отличимой, популяции, тем более нового вида **изоляция** – элементарный эволюционный фактор, без которого не возможен биологический прогресс. Но, как чёрным по белому, да ещё жирными буквами в «Основных положениях» записано, «прежде всего следует сформировать достаточно представительную коллекцию (популяцию) источников хозяйственно ценных признаков и свойств, обладающих изменённой архитектурой листа и повышенной продуктивностью биомассы». Не заметить эту фразу было нельзя.

Опытные селекционеры при создании сорта не ориентируются на получение возможно чистой линии. Это сужает его адаптивные возможности. Наоборот, из гибридных популяций они нередко отбирают несколько идентичных по апробационным признакам линий и объединяют их. ООС не придерётся. Почти все наши сорта гороха политипны по полипептидному спектру запасных белков семян.

Жизнеспособность и адаптивность не прошедших «сито» естественного отбора (какой может быть естественный отбор у культурных растений?) новых мутаций на практике продемонстрирована на примере допущенного к производству в 6 регионах России гетерофилльного сорта Спартак. В благоприятных условиях он показал рекордную урожайность – 6,23 т/га, на треть выше стандарта. И об этом тоже чёрным по белому написано в моей статье.

И в заключение – о профессиональном с точки зрения селекции гороха «стиле» нашего института. Аллель *def* – не наш профиль. Мы им занимались постольку, поскольку на определённом этапе так требовали. Кстати, как могли происходить оплодотворение яйцеклетки и приток ассимилятов в развивающееся семя, если до поры до времени семяножка не «прирастала» к семенной кожуре? Аллель *def* сохраняет первоначальную целостность ткани семяножки и семенной кожеры. Возникший около 400 миллионов лет назад, доминантный аллель *Def* в период созревания семян формирует разделительный слой между ними [14].

Профессиональный стиль нашего института в селекции гороха – большое генетическое и морфологическое разнообразие сортов, дивергенция хозяйственного использования, их широкая экологическая пластичность: украшенная пурпурными цветками Алла улыбается блондинке Софье. Полутораметровая листочковая Малиновка свысока смотрит на раннеспелого, но усатого Шустрика. Царственный Фараон и трудолюбивый

детерминант – Батрак с одинаковым усердием борются за урожай чуть ли не по всей России. Крупнозерному Орловчанину мелкой дробью аккомпанирует Мультик. Первенцу усатого морфотипа Норду радовались южане. Высокоамилозной Амиор с морщинистыми семенами, в которых не способный к выполнению нормальной функции рецессивный аллель *r* формирует энзимрезистентный крахмал; способный облегчить жизнь диабетиков. Подходишь к полю – растет горох, табличка: «Триумф», а вроде бы ничего особенного. Но, как говорил Козьма Прутков, зри в корень: все корешки облеплены клубеньками – триумф азотфиксации! С мечом в руке и со щитом прокладывает себе путь на поля гетерофилльный Спартак. Наши сорта отмечены наградами ВДНХ, всероссийских и международных выставок, ярмарок, конкурсов. Они допущены к возделыванию (районированы) от Балтики до Тихого океана, были в числе лучших при испытании в Казахстане, Молдавии, Чехии, Германии, Швейцарии. Сорт Орловчанин был национальным стандартом Украины. Четыре сорта районированы в Белоруссии. А перспективный материал! И все это созданное десятилетиями великолепие свести к аллелю неосыпаемости!? Несправедливо!

И последнее. Научная этика предполагает уважительное отношение к результатам работы коллег. Снобизм в науке никогда не шел на пользу дела.

Литература

1. Новикова Н.Е. Физиологическое обоснование роли морфотипа растений в формировании урожайности сортов гороха. Автореф. дис. ...доктора с.х. наук: 03.00.12. – Орел, 2002. – 46 с.
2. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы) теория и практика. В трех томах. – М.: «Агрорус». – 2008, 2009.
3. Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России. – М.: «Агрорус». 2004. – 1110 с.
4. Вавилов Н.И. Критический обзор современного состояния генетики // Избранные сочинения. Генетика и селекция. – М.: «Колос», 1966. – С. 9-31.
5. Костерин О.Е. При царе горохе (*Pisum sativum* L.): непростая судьба первого генетического объекта // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2015. – 19 (1). – С. 13-26.
6. Панарина В.И. Эндо- и экзогенные факторы плодо- и семяобразования у современных сортов гороха. Автореф. дис. канд. с.х. наук. – Орел, 2011. – 24 с.
7. Зеленев А.Н., Амелин А.В., Новикова Н.Е. Перспективы использования новой селекционной формы гороха хамелеон. // Доклады Россельхозакадемии, 2000. – № 4. – С. 15-17.
8. Зеленев А.Н., Зотиков В.И., Наумкина Т.С. и др. Биологический потенциал и перспективы селекции рассечёнолисточкового морфотипа гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, 2013. – № 4 (8). – С. 3-11.
9. Avercheva O.V., Sinjushin A.A., Zelenov A.N. A spontaneous mutation in a semi-leafless pea cultivar restores leaflet formation and improves photosynthetic function. – VI Int. Conf. on Legumes Genetics and Genomics (Hyderabad, India, Oktober 2-7, 2012), Program and abstract book. – P. 391.
10. Новикова Н.Е. Проблемы засохостойчивости растений в аспекте селекции гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, 2012. – № 1. – С. 53-58.
11. Сидорова К.К. Генетика мутантов гороха. – Новосибирск: Наука, 1981. – 168 с.
12. Зеленев А.Н. Роль генотипа в естественном мутагенезе у гороха // Сб. Вопросы интенсификации сельскохозяйственного производства. М.: ТСХА, 1972. – С. 35-39.
13. Амелин А.В. Физиологические основы селекции гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, 2012. – № 1. – С. 46-52.
14. Зеленев А.Н. О признаке неосыпаемости семян у гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, 2013. – № 2 (6). – С. 79-85.

А.Н. ЗЕЛЕНОВ, доктор сельскохозяйственных наук,

Заслуженный работник сельского хозяйства РФ

ФГБНУ «ВНИИ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

E-mail: Zelenov-a-a@yandex.ru

COMMENT TO THE ARTICLE OF A.A. SINJUSHIN «PLANT BREEDING IN SCOPE OF THE FACTORIAL CONCEPT OF HEREDITY»